植食性金龟子信息化学物质的研究

王广利，孙　凡*

（东北林业大学林学院，哈尔滨　150040）

摘要：金龟子信息化学物质包括性信息素、聚集信息素和植物源引诱剂。目前已鉴定出的性信息素大多集中于丽金龟科和鳃金龟科，犀金龟科只鉴定出了几种聚集信息素，有关植物源引诱剂方面的研究则集中于丽金龟科和花金龟科。本文总结了金龟子信息化学物质的化学结构特点，并评述了金龟子化学通讯中独特的手性性信息素相互拮抗作用及性信息素生物合成的研究。

关键词：金龟子；信息化学物质；手性辨别；生物合成；引诱剂

中图分类号：Q966　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2005)05-0785-07

Semiochemicals in phytophagous scarab beetles

WANG Guang-Li，SUN Fan (Department of Forestry，Northeast Forestry University，Harbin 150040，China)

Abstract: Semiochemicals in scarabs include sex pheromones，aggregation pheromones and attractants of plant origin. Now most of the sex pheromones identified are related to Rutelidae and Melolonthidae，only a few of aggregation pheromones were identified in Dynastidae. Studies on attractants of plant origin are related to Rutelidae and Cetoniidae. This paper summarized chemical structure characters of semiochemicals in scarabs，and reviewed the unique reciprocal role of chiral sex pheromones as agonist-antagonist in chemical communication in scarabs and biosynthesis of sex pheromone.

Key words: Scarab beetles；semiochemical；chiral discrimination；biosynthesis；attractant

金龟子属于鞘翅目金龟甲类昆虫，分布广泛，但多数种类的分布具有地方性。植食性的丽金龟科（Rutelidae）、鳃金龟科（Melolonthidae）、花金龟科（Cetoniidae）和犀金龟科（Dynastidae）包含了农业、园艺和林业上的重要经济害虫。对这些害虫的防治，人们一直在力图寻找一种高效、无毒、无污染的生物防治新途径，昆虫信息素和引诱剂的研究与应用成为了生物防治关注的焦点之一，从而昆虫化学生态的研究日益受到国内外的重视。20 世纪 70 年代初，已有金龟子性信息素被鉴定，即新西兰肋翅鳃金龟 *Costelytra zealandica* 的性信息素被鉴定为苯酚（Henzell and Lowe，1970）。但随后的 20 年间，金龟子信息化学物质的研究进程较缓慢，只有日本丽金龟 *Popillia japonica* 和红铜丽金龟 *Anomala rufocuprea* 的性信息素得到了鉴定（Tumlinson *et al*.，1977；Tamaki *et al*.，1985）。从 90 年代开始，金龟子化学通讯的研究进程明显加快，许多相关的科研成果陆续见报道。近年来，随着气相色谱（gas chromatography，GC）、触角电位（electroantennography，EAG）及其联用技术（gas chromatography-electroantennographic detection，GC-EAD）在昆虫研究领域的广泛应用，金龟子化学生态研究取得了很大进展，迄今已有 20 余种金龟子的信息化学物质被报道（表 1），这些信息化学物质包括性信息素、聚集信息素及植物源引诱剂，在害虫综合管理中它们可用于对目标害虫的诱杀与监测。

1　金龟子信息化学物质

金龟子在求偶、觅食、聚集等活动中常常通过释放化学气味物质相互联络，传递信息。由于农业及草地害虫对经济影响重大，因此金龟子化学通讯研究目标多数集中在相关的丽金龟科、鳃金龟科、花金龟科和犀金龟科上（Leal，1998）。目前已鉴定出的性

基金项目：国家自然科学基金项目(30300276)；东北林业大学优秀青年教师创新项目

作者简介：王广利，女，1979 年 11 月生，硕士研究生，昆虫化学生态方向，E-mail：wgl-2002@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence，E-mail：Sunf779@sohu.com

收稿日期 Received：2005-01-20；接受日期 Accepted：2005-04-24

信息素大多集中于丽金龟科和鳃金龟科，犀金龟科中只有几种聚集信息素被报道，而有关植物源引诱剂方面的研究，多集中于丽金龟科和花金龟科中（表1）。

1.1 性信息素

性信息素（sex pheromone）是昆虫交配过程中起通讯联络作用的化学物质。同鳞翅目蛾类一样，金龟子一般由雌性释放性信息素引诱雄性前来交配。从目前已知的性信息素组分看，丽金龟科通常使用类似蛾类性信息素生物合成途径中的脂肪酸衍生物作为性信息素（Leal，1991；Leal *et al*.，1992，1993，1994a，1994b，1994c，1996a），但分异发丽金龟 *Phyllopertha diversa* 的性信息素却非常特殊，它是一种具有药效活性的生物碱——1，3-二甲基-2，4-（1H，3H）-间二氮杂萘，并且这种物质与其他金龟子的性信息素成分相比，挥发性较低，但在田间对雄虫却具有很强的引诱作用，因此这种不能到达远处的小范围的信息化学物质在该种金龟子的化学通讯中起着非常重要的作用（Leal *et al*.，1997）。与丽金龟科不同，鳃金龟科的性信息素成分比较多样化：新西兰肋翅鳃金龟、甘蔗大褐齿爪鳃金龟 *Holotrichia consanguinea* 以及 *Holotrichia reynaudi* 分别使用结构比较简单的苯酚和苯甲醚作为性信息素（Henzell and Lowe，1970；Leal *et al*.，1996c；Ward *et al*.，2002）；黑七鳃金龟 *Heptophylla picea* 使用（*R*，*Z*）-7，15-十六碳二烯-4-交脂以及 *Hoplia equina* 使用十四烯酮-2这些脂肪酸衍生物作为性引诱剂（Leal *et al*.，1996b；Zhang *et al*.，2003）；但鳃金龟也使用诸如 *L*-缬氨酸甲酯、*L*-异亮氨酸甲酯、*L*-亮氨酸甲酯、法尼烯等氨基酸衍生物或萜类化合物作为性信息素（Yarden *et al*.，1996；Zhang *et al*.，1997；Falach *et al*.，2003；Leal *et al*.，2003；Nojima *et al*.，2003）；现在这些化合物中又多了一种特殊的成分，*Phyllophaga crinita* 的性信息素成分是室温下呈晶体状的含硫化合物——2-甲基（聚硫甲基）-安息香酸盐，这是首次发现含硫的昆虫性信息素成分（Robbins *et al*.，2003）。

1.2 聚集信息素与植物源引诱剂

聚集信息素（aggregation pheromone）依种类不同由雄性或雌性单独释放，也可由雌雄两性个体共同释放，是能同时引诱两性成虫聚集的信息化学物质。目前已知非洲犀金龟 *Oryctes monoceros* 和椰柱犀金龟 *Oryctes rhinoceros* 由雄性释放聚集信息素，其主要成分均为4-甲基辛酸乙脂（Gries *et al*.，1994；Hallet *et al*.，1995）。实验室生测表明，椰柱犀金龟除了上述聚集信息素外，化学通讯中还涉及了雌虫产生的性信息素，但该性信息素的组分目前还没有鉴定结果（Hallet *et al*.，1995）。一些金龟子雌虫释放的挥发物兼有性信息素和聚集信息素的双重作用。甘蔗大褐齿爪鳃金龟雌虫释放的挥发物为苯甲醚，可以引诱雌雄两性成虫，同时被这种信息化学物质引诱的雌雄两性也表现出了性行为，所以这种物质既是它们的聚集信息素，也是其性信息素（Leal *et al*.，1996c）。Arakaki等（2003）最近又报道了（邻）氨基苯甲酸对黑金龟子 *Holotrichia loochooana loochooana*（Sawada）具有性引诱和聚集的双重作用（Yasui *et al*.，2003；Arakaki *et al*.，2003）。

Maladera matrida 是分布在以色列的一种鳃金龟，其成虫于黄昏时出土取食、聚集、在植物上交尾，并且雄虫总是先出土，几分钟后雌虫才出来与雄虫聚集使两者性比达到1∶1（Harari *et al*.，1994；Yarden and Shani，1994）。这种金龟子雌虫释放的性信息素被鉴定为（*Z*，*E*）-α-法尼烯，能够引起雌雄两性触角的EAG反应（Yarden *et al*.，1996），但在田间并不能引起雌性的聚集，也没有发现虫体释放其他的聚集信息素。行为生测表明，雌雄两性都能被受伤寄主植物释放的挥发物所引诱。因此Falach等人（2003）提出该种金龟子在聚集行为和性引诱机制上存在两个分开的（也可能是平行的）阶段：首先雄虫先出土取食寄主植物，雌虫被取食过的寄主植物释放的挥发物引诱，之后雄虫又受到雌虫释放的短距离性信息素的引诱。

许多植食性金龟子的感觉细胞对绿叶挥发物及花的挥发物敏感，尤以丽金龟科和花金龟科为例，取食和求偶都在花上，花的挥发物为其营养和繁殖提供必要的资源信息，因此可利用这些花的挥发物来诱集金龟子，进行预测预报和防治工作。研究表明，蒲公英中的顺-3-己烯醇乙酸酯、苯甲醛、苯乙醛、苯乙醇、苯甲酸苯酯可导致扁绿丽金龟 *Anomala*. *octiescostata Burmeister* 的强烈趋向行为（Leal *et al*.，1994d）。从玫瑰花中提取的诱集物对我国北方花金龟中白星花潜金龟 *Potosia brevitarsis*（Lewis）和小青花金龟 *Oxycetonia jucunda* Faldermann 诱集力最强，尤以后者为甚（李仲秀等，1995）。花的挥发物（*Z*）-3-己烯醇-1对分布在欧洲大部分区域的植食性金龟子 *Phyllopertha horticola* 有诱集作用，其中雄虫对（*Z*）-3-己烯醇-1的反应尤为强烈，并且所引起的反应可由黄色的诱捕器得以增强。此外，诱捕位置对诱捕量也能产生影响，如对于 *Phyllopertha horticola*

表 1　金龟子信息化学物质

Table 1　Semiochemicals in scarab beetles

昆虫种类 Insect species	化学结构 Chemical structure	信息素种类 Pheromone
鳃金龟科（Melolonthidae）		
新西兰肋翅鳃金龟 *Costelytra zealandica*	苯酚 Phenol	S
暗黑鳃金龟 *Holotrichia parallela*	*L*-异亮氨酸甲酯 *L*-isoleucine methyl ester	S
	（*R*）-（-）-芳樟醇（*R*）-（-）-linalool	
甘蔗大褐齿爪鳃金龟 *H. consanguinea*	苯醚 Anisole	S/A
H. reynaudi	苯甲醚 Anisole	S
H. loochooana loochooana	（邻）氨基苯甲酸 Anthranilic acid	S/A
Hoplia equina	十四烯酮-2 2-tetradecanone	S
黑七鳃金龟 *Heptophylla picea*	（*R*，*Z*）-7，15-十六碳二烯-4-交酯	S
	（*R*，*Z*）-7，15-hexadecadien-4-olide	
忧食叶鳃金龟 *Phyllophaga anxia*	*L*-缬氨酸甲酯 *L*-valine methyl esters	S
	L-异亮氨酸甲酯 *L*-isoleucine methyl esters	
P. lanceolata	*L*-亮氨酸甲酯 *L*-leucine methyl esters	S
P. elenans	*L*-异亮氨酸甲酯 *L*-isoleucine methyl esters	S
P. crinita	2-甲基（聚硫甲基）-安息香酸盐	S
	Methyl 2-（methylthio）benzoate	
Maladera matrida	（*Z*，*E*）-α-法尼烯（*Z*，*E*）-α-farnesene	S
丽金龟科（Rutelidae）		
日本丽金龟 *Popillia japonica*	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-癸烯基）二氢呋喃酮-2（*R*-japonilure）	S
	（*R*，*Z*）-5-（-）-（dec-1-enyl）oxyacyclopentan-2-one	
红铜丽金龟 *Anomala rufocuprea*	（*Z*）-5-十四碳烯酸甲酯 Methyl 5-（*Z*）-tetradecenoate	S
铜色丽金龟 *A. cuprea*	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-辛烯基）二氢呋喃酮-2（*R*-buibuilactone）	S
	（*R*，*Z*）-5-（-）-（oct-1-enyl）oxacyclopentan-2-one	
	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-癸烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-japonilure	
宣氏丽金龟 *A. schonfeldti*	（*E*）-2-壬烯醇-1 2-（*E*）-nonenol	S
樱桃绿丽金龟 *A. daimiana*	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-辛烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-buibuilactone	S
	（*E*）-2-壬烯醇-1 2-（*E*）-nonenol	
扁绿丽金龟 *A. octiescostata*	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-辛烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-buibuilactone	S
	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-癸烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-japonilure	
白毛绿丽金龟奇岛亚种 *A. albopilosa sakishimana*	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-辛烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-buibuilactone	S
	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-癸烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-japonilure	
东方异丽金龟 *A. orientalis*	（*Z*）-7 和（*E*）-7-十三烯酮-2 7-（*Z*）-and 7-（*E*）-2-tetradecanone	S
白毛绿丽金龟指名亚种 *A. albopilosa albopilosa*	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-辛烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-buibuilactone	S
	（*E*）-2-壬烯醇-1 2-（*E*）-nonenol	
	（*E*）-2-壬烯醛 2-（*E*）-nonenal	
	苯甲酸甲酯 Methyl benzoate	
大阪异丽金龟 *A. osakana*	（*S*，*Z*）-5-（+）-（1-癸烯基）二氢呋喃酮-2 *S*-japonilure	S
A. solida	（*R*，*Z*）-5-（-）-（1-辛烯基）二氢呋喃酮-2 *R*-buibuilactone	S
分异发丽金龟 *Phyllopertha diversa*	1，3-二甲基-2，4-（1H，3H）-间二氮杂萘	S
	1，3-dimethyl-2，4-（1H，3H）-quinazolinedione	
犀金龟科（Dynastidae）		
非洲犀金龟 *Oryctes monoceros*	4-甲基辛酸乙脂 Ethyl 4-methyloctanoate	A
椰柱犀金龟 *O. rhinoceros*	4-甲基辛酸乙脂 Ethyl 4-methyloctanoate	A
	4-甲基辛酸 4-methyloctanoic acid	
	4-甲基庚酸乙脂 Ethyl 4-methylheptanoate	

S 为性信息素；A 为聚集信息素。S represents sex pheromone，while A represents aggregation pheromone.

这个种类，在地面上 50 cm 和 125 cm 处捕获的数量要明显多于在地面上 200 cm 处的诱捕量（Ruther，2004）。

通过田间实验筛选出了一些丽金龟的两性引诱剂。最初发现日本丽金龟能被香叶醇和丁子香酚所引诱，可以 10:1 的混合物作为其诱剂；随后又以茴香脑和丁子香酚（9:1）混合物、丙酸苯乙酯和丁子香酚（3:7）混合物作为其标准诱饵；最后发现丙酸苯乙酯、丁子香酚和香叶醇（3:7:3）的混合物对日本丽金龟的引诱最为有效，目前已被广泛应用于对该虫的

诱杀与监测（Leal，1998）。（邻）氨基苯甲酸甲酯能够引诱红铜丽金龟（Maekawa *et al*.，1999）。最近又发现香叶醇、丁子香酚和 2-乙基苯丙酸盐（3∶7∶3）的混合物对 *Phyllopertha horticola* 的雌雄两性具有引诱作用（Ruther，2004）。这些筛选出来的两性引诱剂，都是结构比较简单的天然化合物，并且在一些植物中也存在这些物质。因此，这些物质可以看作是植物释放的利他素（kairomones），对金龟子取食、交配、产卵、栖息等行为起诱导作用。

2 性信息素腺体与其生物合成

2.1 性信息素腺体的部位

鳃金龟科与丽金龟科不仅在性信息素成分的化学结构上差异很大，而且在性信息素腺体的位置上也表现出明显的差别。鳃金龟科的性信息素腺体一般位于腹部末端，雌虫求偶时将其球形囊状腺体外翻，而丽金龟科的性信息素腺体一般位于臀板和尾端两腹板内，由其上皮细胞产生性信息素（Tata and Leal，1997）。但也有例外，如鳃金龟中的新西兰肋翅鳃金龟的性信息素是由位于腹部第七腹板上粘腺内的共生细菌产生的（Hoyt and Osborne，1971），丽金龟科中铜绿丽金龟 *Anomala corpulenta* Motschulsky 的信息素分泌部位在直肠（谭六谦等，1993）。同时，黑七鳃金龟 *Heptophylla picea* 的性信息素仅在雌虫臀板和尾端两腹板上可探测到，在腹部末端则不存在，这与丽金龟科的一些种类相同。鉴于黑七鳃金龟与一些丽金龟具有相同的生物学和生物化学特点，因此在分子水平上研究所代表的两个科的发展史，对于探讨黑七鳃金龟的分类问题将有重要意义。

2.2 性信息素腺体的形态学和组织学

Tada 和 Leal（1997）对白毛绿丽金龟指名亚种 *Anomala albopilosa albopilosa* 的性信息素腺体进行了电镜扫描研究，发现雌虫臀板和尾端两腹板的内表面上有一层特有的分泌腺型上皮细胞，同时在这些腺细胞附近分布着许多气孔，雌性的挥发性物质可能通过这些气孔向外界释放；雄虫则不存在这样的形态和组织，但雄虫的表皮上覆盖着与雌虫相同的褐色蜡层。

2.3 性信息素的生物合成

我们所了解的性信息素生物合成大多数是关于鳞翅目昆虫的研究，一般来说，性信息素生物合成的起始材料是乙酰辅酶 A，然后通过脂肪酸合成酶系合成棕榈酸，棕榈酸再根据不同种类昆虫性信息素的要求在链的长短、不饱合程度及某些功能团上发生一些变化，脂肪酸被还原酶还原为相应的醇，再被脂肪醇乙酰转移酶乙酰化。由于蛾类性信息素组分中，双键位置大多出现在奇数位（11，9，7 和 5 位），所以 Δ11-去饱和成为合成 Δ11、Δ9、Δ7、Δ5 性信息素组分的关键步骤，Δ9-去饱和较少被采用，这在以往众多的研究中已被证实（Jurenka *et al*.，1991）。

对于金龟子类，信息素腺体的发现为丽金龟科性信息素生物合成的深入研究奠定了基础。Leal 等（1996d）以含氘的前体来简要说明铜色丽金龟性信息素组分（*R*，*Z*）-5-(-)-(1-辛烯基)二氢呋喃酮-2(*R*-buibuilactone)和（*R*，*Z*）-5-(-)-(1-癸烯基)二氢呋喃酮-2(*R*-japonilure)的生物合成途径（图 1）：生物合成从饱和的脂肪酸开始，接着是 Δ9-去饱和、羟基化作用、链缩短和环化作用。在这一路径中，双键的产生是采用 Δ9-去饱和，这在鳞翅目昆虫中较少应用。另外，脂肪酸的羟基化作用似乎是唯一产生立体特异化的反应，其余步骤均不辨别对映异构体。

目前关于鳃金龟科性信息素生物合成的信息极其缺少。苯酚被鉴定为新西兰肋翅鳃金龟的性信息素，最终发现其产生于腹板粘腺的内共生细菌（Hoyt and Osborne，1971），鳃金龟科中其他的金龟子是否也使用共生细菌来产生信息化学物质将有待于未来的研究探明。

3 手性信息素的相互拮抗活性

在富于潜在化学信号的环境中，昆虫要实现化学通讯就必须滤去大量的伴音，从而克服噪音信号的干扰。在蛾类中，排除这些信号主要是通过应用不同的次级组分及相同组分的不同比例来实现的。鞘翅目昆虫中的一些种类与之截然不同，它们具有由单一化合物组成的性信息素体系，这些性信息素的手性结构不仅对克服噪音信号是重要的，而且在不同金龟子性信息素的特异性上也起着关键作用（Leal，1996）。

现已证明金龟子化学通讯中存在不同的手性性信息素体系，多数丽金龟科种类的性信息素都应用一个共同的类型——γ 内脂，这些化合物主要在烯烃的长度和手性中心的立体构象上有所不同。但大多数情况下，人工合成的性信息素异构体对金龟子行为没有影响（Leal，1998）。目前对性信息素手性结构的重要性论证最为清楚的是日本丽金龟和大阪异丽金龟性信息素 *R*/*S* 结构的相互拮抗机制。这两

种金龟子在日本具有共同的栖息地，它们应用日本龟诱（japonilure）的相反对映异构体且各自只产生一个单个对映体作为其自身的性信息素。日本丽金龟只产生 R 对映体，其雄虫对性信息素的反应受到微量 S 异构体的抑制（Tumlinson *et al*.，1977）；大阪异丽金龟只产生 S 对映体，但其活性受到微量 R 对映体的抑制（Leal，1996）。手性性信息素的这种相互拮抗机制可避免生态分布区重叠的种间产生交叉引诱。由手性毛细柱 GC-EAD 证明，日本丽金龟和大阪异丽金龟都具有与其性信息素手性结构相一致的嗅觉神经细胞。其他丽金龟科的种类，非天然的异构体对雄虫行为没有作用，这似乎是因为缺少对性信息素异构体有特异反应的嗅感器细胞。除上述机制外，时间隔离也是分离日本丽金龟和大阪异丽金龟性通讯的重要途径，前者主要在白天活动，而后者主要在日落后飞行活跃（Leal，1996）。同时，这些具有拮抗活性的对映体也可对周围其他种的性信息素活性产生拮抗作用。如与日本丽金龟同时发生的红铜丽金龟，在田间其性信息素的活性受到了日本丽金龟性信息素的抑制，但没有发现它们之间的相互拮抗作用，即红铜丽金龟的性信息素对日本丽金龟的性信息素活性没有影响（Leal，1996；Leal *et al*.，1998）。

铜色丽金龟在日本也是一种重要的农业害虫。该种金龟子的性信息素由 R-buibuilactone 和 R-japonilure 两个组分构成（Leal，1991；Leal *et al*.，1993）。由风洞生测发现，其性信息素对雄虫的引诱受到了非天然相反异构体（S-buibuilactone）的抑制，同时在 EAG 实验中，铜色丽金龟的触角也能够对 S 异构体产生反应。这些迹象表明，铜色丽金龟的触角中可能存在对这种抑制剂反应的感受器（Leal and Mochizuki，1993）。但后来的单细胞记录（single sensillum recording，SSR）研究发现，在其触角上只存在专一对其性信息素组分 R-异构体反应的感受细胞，没有发现对 S-异构体反应的感受细胞。因此推测 S-buibuilactone 对该种金龟子行为的拮抗作用可能是在中枢神经系统的嗅觉细胞对信息进行加工的过程中产生的。对此现象的另一种解释是，铜色丽金龟可能对这些对映异构体无嗅觉，两种信息素组分的结合无须额外的行为拮抗剂就足以引起一个特异信号。那么对所观察到的 EAG 反应则解释为，这些反应是来自信息素感受器神经细胞的非特异性反应，是由过多的刺激负载引起的（Larsson *et al*.，1999）。虽然目前还不能清楚阐明 S-异构体为什么

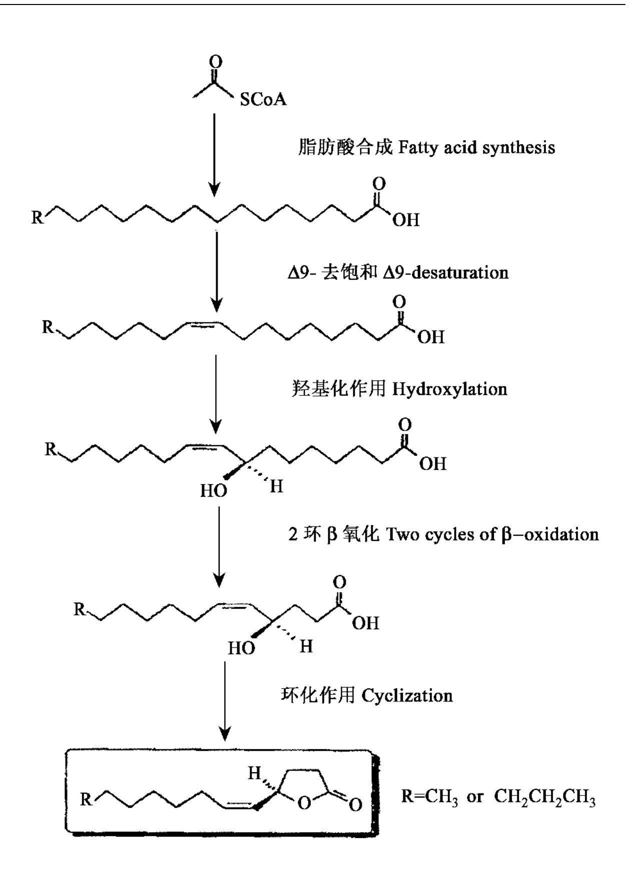


图 1　铜色丽金龟性信息素（buibuilactone，$R = CH_3$；Japonilure，$R = CH_2CH_2CH_3$）的生物合成途径（Leal *et al*.，1996d；Leal，1998）

Fig. 1　Route for the biosynthesis of sex pheromone (buibuilactone，$R = CH_3$；Japonilure，$R = CH_2CH_2CH_3$) in *Anomala cuprea*（Leal *et al*.，1996d；Leal，1998）

能够抑制铜色丽金龟性信息素的活性，但可认为 S-异构体的拮抗作用通常有助于隔离其他使用 S-异构体或 R/S 混合物作为性信息素的通讯系统。

另外，手性性信息素的这种拮抗现象在鳞翅目中也可能发生，但在多组分的性信息素体系中，相反异构体并不能完全抑制雄性对雌性释放的性信息素的反应。如在白点焦尺蛾 *Colotois pennaria* 和暗点松尺蛾 *Erannis defoliaria* 中，向其多组分的性信息素体系加入一种与其自然产生性信息素同比例的相反异构体时，雄性对雌性释放的性信息素的反应没有被完全抑制（Szocs *et al*.，1993）。因此，异构体的这种拮抗作用在多组分的性信息素体系中比单一化合物组成的性信息素体系具有更好的容忍性。

4　展望

利用昆虫信息化学物质来防治害虫已成为生物防治开发的新途径。由于鳞翅目昆虫信息化学物质

(特别是性信息素)的研究比较详尽,所以有关性信息素的生物合成及嗅觉机制的研究多集中于鳞翅目昆虫,而金龟甲类昆虫信息化学物质的研究起步较晚,由于其基础工作的薄弱,影响了金龟子化学生态的深入发展及实际应用。随着新的科学技术的广泛应用,金龟子化学生态中许多信息化学物质在不久的将来将得以鉴定,进而不仅能够活跃信息素的生物合成及其神经调控的研究,而且还将有助于探索嗅觉感受机制和其他的生理因素,这预示着金龟子化学通讯的研究将有一个更好的发展前景。同时随着基础研究的深入和应用实验的进展,金龟子信息物质必将在害虫综合治理中发挥更大的作用。

参 考 文 献(References)

Arakaki N, Wakamura S, Yasui H, Sadoyama Y, Kishita M, 2003. Sexually differentiated functions of female-produced pheromone of the black chafer *Holotrichia loochooana loochooana* (Sawada) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*, 13: 183 – 186.

Falach L, Cojocaru M, Shani A, 2003. Evidence for a short-range sex pheromone in female *Maladera matrida* beetle. *J. Chem. Ecol.*, 29 (3): 603 – 613.

Gries G, Gries R, Perez AL, Oehlschlager AC, Gonzales LM, Pierce HD, Zebeyou M, Kouame B, 1994. Aggregation pheromone of the African rhinoceros beetle, *Oryctes monoceros* (Oliver) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Z. Naturforsch.*, 49c: 363 – 366.

Hallet RH, Perez AL, Gries G, Gries R, Pierce HD, Yue J, Oehlschlager AC, Gonzalez LM, Borden JH, 1995. Aggregation pheromone of coconut rhinoceros beetle *Oryctes rhinoceros* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Chem. Ecol.*, 21: 1 549 – 1 570.

Harari AR, Ben-Yakir D, Rosen D, 1994. Mechanism of aggregation behavior in *Maladera matrida* Argaman (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Chem. Ecol.*, 20(2): 361 – 371.

Henzell RF, Lowe MD, 1970. Sex attractant of the grass grub beetle. *Science*, 168: 1 005 – 1 006.

Hoyt CP, Osborne GO, 1971. Production of an insect sex attractant by symbiotic bacteria. *Nature*, 230: 472 – 473.

Jurenka RA, Jacquin E, Roelofs WL, 1991. Stimulation of sex pheromone biosynthesis in the moth *Helicoverpa* zea: action of a brain hormone on pheromone glands involves Ca^{2+} and cAMP as second messengers. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 88: 8 621 – 8 625.

Larsson MC, Leal WS, Hansson BS, 1999. Olfactory receptor neurons specific to chiral sex pheromone components in male and female *Anomala cuprea* beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Comp. Physiol. A*, 184: 353 – 359.

Leal WS, 1991. (*R*, *Z*)-5-(-)-(Oct-1-enyl)oxacyclopentan-2-one, the sex pheromone of the scarab beetle *Anomala cuprea*. *Naturwissenschaften*, 78: 521 – 523.

Leal WS, 1996. Chemical communication in scarab beetles: reciprocal behavioral agonist-antagonist activities of chiral pheromones. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 12 112 – 12 115.

Leal WS, 1998. Chemical ecology of phytophagous scarab beetles. *Annu. Rev. Entomol.*, 43: 39 – 61.

Leal WS, Hasegawa M, Sawada M, 1992. Identification of *Anomala schonfeldti* sex pheromone by high-resolution GC-behavior bioassay. *Naturwissenschaften*, 79: 518 – 519.

Leal WS, Hasegawa M, Sawada M, Ono M, 1994a. Sex pheromone of oriental beetle, *Exomala orientalis*: identification and field evaluation. *J. Chem. Ecol.*, 20(7): 1 705 – 1 718.

Leal WS, Hasegawa M, Sawada M, Ono M, Tada S, 1996a. Scarab beetle *Anomala albopilosa albopilosa* utilizes a more complex sex pheromone system than a similar species *A. cuprea*. *J. Chem. Ecol.*, 22(11): 2 001 – 2 010.

Leal WS, Hasegawa M, Sawada M, Ono M, Ueda Y, 1994b. Identification and field evaluation of *Anomala octiescostata* (Coleoptera: Scarabaeidae) sex pheromone. *J. Chem. Ecol.*, 20(7): 1 643 – 1 655.

Leal WS, Kawamura F, Ono M, 1994c. The scarab beetle *Anomala albopilosa sakishimana* utilizes the same sex pheromone blend as a closely related and geographically isolated species, *Anomala cuprea*. *J. Chem. Ecol.*, 20(7): 1 667 – 1 676.

Leal WS, Kuwahara S, Ono M, Kubota S, 1996b. (*R*, *Z*)-7, 15-Hexadecadien-4-olide, sex pheromone of the yellowish elongate chafer. *Heptophylla picea*. *Bioorg. Med. Chem.*, 4: 315 – 321.

Leal WS, Mochizuki F, 1993. Sex pheromone reception in the scarab beetle *Anomala cuprea*: Enantiomeric discrimination by sensilla placodea. *Naturwissenschaften*, 80: 278 – 281.

Leal WS, Oehlschlager AC, Zarbin PHG, Hidalgo E, Shannon PJ, Murata Y, Gonzalez L, Andrade R, Ono M, 2003. Sex pheromone of the scarab beetle *Phyllophaga elenans* and some intriguing minor components. *J. Chem. Ecol.*, 29(1): 15 – 25.

Leal WS, Ono M, Hasegawa M, Sawada M, 1994d. Kairomone from dandelion, *Taraxacum officinale*, attractant for scarab beetle *Anomala octiescostata*. *J. Chem. Ecol.*, 20(7): 1 697 – 1 704.

Leal WS, Sawada M, Hasegawa M, 1993. The scarab beetle *Anomala cuprea* utilizes the sex pheromone of *Popillia japonica* as a minor component. *J. Chem. Ecol.*, 19(7): 1 303 – 1 313.

Leal WS, Wojtasek H, Picimbon JF, Kuwahara S, Saito H, Hasegawa M, 1998. Perireceptor events in pheromone perception in scarab beetles. *J. Asia-Pacific Entomol.*, 1(1): 1 – 8.

Leal WS, Yadava CPS, Vijayvergia JN, 1996c. Aggregation of the scarab beetle *Holotrichia consanguinea* in response to female-released pheromone suggests a secondary function hypothesis for semiochemical. *J. Chem. Ecol.*, 22: 1 557 – 1 566.

Leal WS, Zarbin PHG, Wojtasek H, 1996d. Sex pheromone biosynthesis in scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). In: Proc. Annu. Meeting Int. Soc. Chem. Ecol., 13th. Prague: Int. Soc. Chem. Ecol. 175.

Leal WS, Zarbin PHG, Wojtasek H, Kuwahara S, Hasegawa M, Ueda Y, 1997. Medicinal alkaloid as a sex pheromone. *Nature*, 385: 213.

Li ZX, Liu CQ, Wang QL, Cui JY, 1995. Effect of attractants on scarabs. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 10(Suppl.): 153 – 156. [李仲秀,刘春芹,王庆雷,崔景岳,1995. 诱集物对金龟子诱集作用. 华北农学报,10(增刊): 153 – 156]

Maekawa M，Imai T，Tsuchiya S，Fujimori T，Leal WS，1999. Behavioral and electrophysiological responses of the soybean beetle，*Anomala rufocuprea* Motschulsky（Coleoptera：Scarabaeidae）to methyl anthranilate and its related compounds. *Appl. Entomol. Zool.*，34（1）：99 – 103.

Nojima S，Robbins PS，Salsbury GA，Morris B，Roelofs WL，Villani MG，2003. L-leucine methyl ester：the female-produced sex pheromone of the scarab beetle，*Phyllophaga lanceolata*. *J. Chem. Ecol.*，29（11）：2 439 – 2 447.

Robbins PS，Crocker RL，Nojima S，Morris BD，Roelofs WL，Villani MG，2003. Methyl 2-（methylthio）benzoate：the unique sulfur-containing sex pheromone of *Phyllophaga crinita*. *Naturwissenschaften*，90：517 – 520.

Ruther J，2004. Male-biassed response of garden chafer，*Phyllopertha horticola* L.，to leaf alcohol and attraction of both sexes to floral plant volatiles. *Chemoecology*，14：187 – 192.

Szocs G，Toth M，Francke W，Schmidt F，Philipp P，Konig WA，Mori K，Hansson BS，Lofstedt C，1993. Species discrimination in five species of winter-flying geometrids（Lepidoptera）based on chirality of semiochemicals and flight season. *J. Chem. Ecol.*，19（11）：2 721 – 2 735.

Tada S，Leal WS，1997. Localization and morphology of sex pheromone glands in scarab beetles. *J. Chem. Ecol.*，23（4）：903 – 915.

Tamaki Y，Sugie H，Noguchi H，1985. Methyl（Z）-5-tetradecenoate：sex attractant pheromone of the soybean beetle，*Anomala rufocupreai* Motschulsky（Coleoptera：Scarabaeidae）. *Appl. Entomol. Zool.*，20：359 – 361.

Tan LQ，Guo YK，Ma JY，1993. Releasing sites and extraction of sex pheromone in *Anomala corpulenta* Motschulsky（Coleoptera：Rutelidae）. *Journal of Shandong Agricultural University*，24（2）：195 – 201.［谭六谦，郭延奎，马俊莹，1993. 铜绿金龟甲性信息素分泌部位和提取的研究. 山东农业大学学报，24（2）：195 – 201］

Tumlinson JH，Klein MG，Doolittle RE，Ladd TL，Proveaux AT，1977. Identification of the female Japanese beetle sex pheromone：inhibition of male response by an enantiomer. *Science*，197：789 – 792.

Ward A，Moore C，Anitha V，Wightman J，Rogers DJ，2002. Identification of the sex pheromone of *Holotrichia reynaudi*. *J. Chem. Ecol.*，28：515 – 522.

Yarden G，Shani A，1994. Evidence for volatile chemical attractants in the beetle *Maladera matrida* Argaman（Coleoptera：Scarabaeidae）. *J. Chem. Ecol.*，20（10）：2 673 – 2 685.

Yarden G，Shani A，Leal WS，1996.（Z，E）-α-Farnesene an electroantennogram-active component of *Maladera matrida* volatiles. *Bioorg. Med. Chem.*，4：283 – 287.

Yasui H，Wakamura S，Arakaki N，Kishita M，Sadoyama Y，2003. Anthranilic acid：a free amino-acid pheromone in the black chafer，*Holotrichia loochooana loochooana*. *Chemoecology*，13：75 – 80.

Zhang A，Robbins PS，Averill A，Weber DC，Linn CEJr，Roelofs WL，Villani MG，2003. Identification of the female-produced sex pheromone of the scarab beetle，*Hoplia equina*. *J. Chem. Ecol.*，29（7）：1 635 – 1 642.

Zhang A，Robbins PS，Leal WS，Linn CEJr，Villani MG，Roelofs WL，1997. Essential amino acid methyl esters：major sex pheromone components of the cranberry white grub，*Phyllophaga anxia*（Coleoptera：Scarabaeidae）. *J. Chem. Ecol.*，23（1）：231 – 245.

（责任编辑：袁德成）